© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

41. A. Pascher: Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen.

(Eingegangen am 22. Juli 1916.)

Es handelt sich im folgenden nicht um neue Ideen, sondern nur um die konsequente Anwendung einer Betrachtungsweise für die gesamten Flagellaten, die man für einzelne Flagellatenreihen bereits zum Zwecke einer natürlichen Gruppierung benutzt hat. Der Anlaß dazu bot sich mir mit der Bearbeitung der Süßwasserflagellaten für die RABENHORSTsche Kryptogamenflora, für welche Bearbeitung die folgenden Anschauungen maßgebend sein sollen. Dort soll auch eine ausführlichere Behandlung mit Abbildungen gegeben werden.

Die Flagellaten werden nach dem System des ausgezeichneten Flagellatenforschers SENN in mehrere Reihen eingeteilt, von denen die drei ersten Reihen: die Pantostomatinae, Protomastiginae und Distomatinae völlig apochromatisch und apoplastid sind, die anderen die Chrysomonadinae, Cryptomonadinae, Euglenínae und Chloromonadinae, zu denen noch die Dinoflagellatae und die von mir festgelegten Ordnungen der Heterochloridales und Desmomonadales kommen, gefärbt sind.

Betrachtet man die gefärbten Reihen für sich, so lassen sich in jeder Reihe neben den gefärbten auch farblose Formen finden und wir haben alle Ursache anzunehmen, daß hier die farblosen sekundär aus den gefärbten hervorgegangen sind. Dazu führen nicht nur allgemeine Überlegungen — ich möchte hier betonen, daß die genaue Kenntnis der Flagellaten völlig das bestätigt, was KNIEP im Artikel Photosynthese (Handwörterbuch d. Naturw.) über den primären Charakter gefärbter Formen sagt — sondern auch der Umstand, daß wir bei allen Reihen Übergangsstadien finden, die sich nur in einer Richtung, nämlich von gefärbten zu farblosen Formen anordnen lassen. Ich verweise hier nur auf die Volvocales, als die Reihe, die auch den Botanikern geläufiger ist: hier kennen wir gefärbte Katharobenformen, eine große Anzahl ist saprob, manche mit deutlicher Reduktion des Chromatophoren (*Chlamydomonas viridemaculata*). Einzelne von ihnen haben den Chromatophoren ganz eingebüßt, besitzen aber noch das Pyrenoid

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(*Tetrablepharis*); andere besitzen auch dieses nicht mehr, haben aber noch die charakteristische Stärke und das Stigma (*Polytoma*) und eine von mir gefundene Volvocale (*Tussetia*), über die ich später berichten will, besitzt nicht einmal mehr Stärke, sondern nur mehr „Fette und Öl" und läßt den Volvocalencharakter nur mehr an anderen Details erkennen.

So verhalten sich aber auch bei den Dinoflagellatae, Cryptomonadinae, Chrysomonadinae, Eugleninae die gefärbten Formen zu den farblosen. In jeder ungefärbten Flagellatenreihe finden sich Gattungen oder Arten die in engster Beziehung zu gefärbten Formen stehen, den Chromatophorenapparat aber reduziert haben und saprophytisch oder parasitisch und oft auch animalisch leben, und dabei immer den abgeleiteten Charakter erkennen lassen. (*Chlamydomonas-Polytoma-Tussetia; Carteria-Tetrablepharis; Chromulina-Oikomonas* z. T.; *Ochromonas-Monas* z. T.; *Cryptomonas-Chilomonas; Euglena*-Arten. Oft treten in einer Gattung farblose Arten neben gefärbten auf: *Glenodinium, Gymnodinium.*

Von Bedeutung ist, daß es gelingt durch konsequente, bestimmt gerichtete, Ernährungsweise aus gefärbten Arten völlig farblose zu züchten, die den Chromatophorenapparat völlig verloren haben und ganz apoplastid geworden sind, ich verweise nur auf die wertvollen Untersuchungen von CHARLOTTE TERNETZ. Es ist dabei völlig irrelevant, ob der Chromatophorenapparat plötzlich durch Teilungshemmungen oder allmählich durch Reduktion verloren geht.

Jedenfalls haben die farblosen Glieder der gefärbten Flagellatenreihen immer sekundären, abgeleiteten Charakter. Diese Tatsache kommt auch dadurch in der Darstellung der Flagellaten zum Ausdruck, daß in den Bearbeitungen der Flagellatenreihen die gefärbten Gattungen immer zuerst besprochen werden und an sie dann, sei es als eigene Gruppen, sei es ohne solche Scheidung, die farblosen Formen angefügt sind; es sei hier auf die letzte Übersicht über die Volvocales, die WILLE in den Nachträgen zu den Nat. Pflanzenfamilien gab, verwiesen. Auf die gefärbten Cryptomonaden folgen in allen Bearbeitungen die farblosen Gattungen *Chilo-* und *Cyathomonas*, die Chloromonaden werden mit der farblosen *Thaumatomastix* beschlossen, den gefärbten Euglenaceen folgen die als Familie kaum haltbaren Astasiaceae und die andern farblosen *Euglenen*-Familien.

Nun verbinden viele Flagellaten mit der holo- oder saprophytischen Lebensweise auch noch die animalische, sei es daß bestimmte andere Vorrichtungen, sei es daß Pseudo-, Rhizo-, oder Axopodien die organischen Körperchen aufnehmen. Schon vor Jahren

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zeigte ich, daß rhizopodiale Formzustände sehr verbreitet sind und in keiner Weise primitive Organisationen darstellen; in einer vor kurzem in diesen Berichten gegebenen Notiz zeigte ich sogar für Algenschwärmer animalische Ernährung auf; 1912 wies ich, vorher bereits KLEBS und SCHERFFEL, für die Chrysomonaden vorübergehende oder dauernde rhizopodiale Stadien mit ausgiebiger animalischer Ernährung nach, deren abgeleiteter und nicht ursprünglicher Charakter deutlich erkennbar ist; 1914 betonte ich, daß für fast alle Reihen gefärbter Flagellaten rhizopodiale, abgeleitete Organisationen nachweisbar sind. In einer Arbeitenreihe: Studien über die rhizopodiale Entwickelung der Flagellaten (Archiv für Prot. ab Bd. 36) konnte ich nachweisen, daß die gefärbten Reihen der Flagellaten rhizopodiale Formen ausbilden, deren sekundärer Charakter einwandfrei feststeht, die aber in ihrer Organisationshöhe so sehr an die Rhizopoden heranreichen, daß ich die Vermutung aussprach, weder die „Amoeben" im einzelnen, noch die Rhizopoden im allgemeinen, seien ursprüngliche Organismen, sondern die Rhizopoden seien zum weitaus größten Teile völlig farblos gewordene, völlig auf die animalische Ernährung angepaßte Flagellatenabkömmlinge und den Schwärmern der Rhizopoden kommt dieselbe phyletische Bedeutung zu wie den Schwärmern der verschiedenen Algenreihen. Wie ich auch bereits vor Jahren der rhizopodialen Form den ursprünglichen primitiven Charakter absprach und in ihr nichts anderes sah, als eine bestimmte Anpassung an die animalische Ernährung, die sich wiederholt und zu den verschiedensten Malen ausgebildet haben mag. In diesen erwähnten Studien über die rhizopodiale Entwickelung der Flagellaten (Archiv für Protistenkunde ab Bd. 36) zeige ich farblose Amoeben auf, die bei der Vermehrung Peridineenstadien als Schwärmer bilden, beschalte, monothalame Rhizopoden mit braunen Chromatophoren, Filar- und echte Fusionsplasmodien mit kettenartigen Chromatophoren und ohne solche, die bei der Vermehrung Plasmodiokarpien bilden, Amoeben mit geschlechtlicher Fortpflanzung wie eine Chlamydomonadine usw.

Die Tatsache, daß die gefärbten Flagellatenreihen, rhizopodiale Seitenreihen haben, die sich in der Form der Protoplasten völlig auf die animalische Ernährung eingestellt haben, sich teilweise noch durch Flagellatenstadien vermehren, teilweise diese aber völlig reduziert haben, habe ich seinerzeit im System auch berücksichtigt, indem ich den monadoiden Gattungen einer gefärbten Flagellatenreihe die rhizopodialen gegenüberstellte: den monadoiden Chrysomonaden die rhizopodialen Rhizochrysidinen, den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

monadoiden Dinoflagellaten die Rhizodininae, den Heterochloridales die Rhizochloridinae. Dabei können diese rhizopodialen Deszendenten gefärbt oder farblos sein.

Jedenfalls steht fest: sämtliche gefärbte Flagellatenreihen bilden farblose, apochromatische und apoplastide Seitenreihen aus. Bei sämtlichen gefärbten Flagellatenreihen kommt auch sekundär animalische Ernährung vor, die bei einzelnen Formen direkt zur dauernden rhizopodialen Organisation führt.

Nun stehen den besprochenen gefärbten Flagellatenreihen drei Reihen farbloser Flagellaten gegenüber: die Pantostomatinae, charakterisiert dadurch, daß sie organische Körperchen an mehreren Stellen oder überall aufnehmen können; während die Protomastiginae, soweit sie es überhaupt vermögen und nicht ganz saprophytisch oder parasitisch leben, dies nur an einer einzigen Stelle können. Diese beiden Reihen sind also durch Eigenschaften charakterisiert, die wir bei den gefärbten Flagellatenreihen nur an abgeleiteten Formen antreffen: Verlust des Chromatophorenapparates und saprophytische, parasitische oder animalische Ernährung, letztere in verschieden weitgehendem Grade. Die dritte Reihe farbloser Flagellaten, Distomatinae, verhält sich darin im Prinzipe gleich, sie zeigt nur eine Spezialisation in bestimmter Richtung. Ich habe bereits 1914 (Süßwasserflora, Bd. I, S. 12) vermutet, daß mir weder die Pantostomatinae, noch die Protomastiginae einen ursprünglichen Eindruck machen und angenommen, daß sie direkt oder indirekt doch auf gefärbte Reihen zurückgehen, ohne daß wir aber imstande wären, bei ihnen diesen Anschluß noch nachzuweisen.

Und in meiner Arbeit „Über Flagellaten und Algen" (diese Berichte, XXXII. (1914), S. 138) wird ausdrücklich bemerkt: „Es sei hier ausdrücklich betont, daß in keiner Flagellatenreihe sich ursprüngliche Formen finden: die farblosen Flagellaten, die spez. in ihren rhizopodialen Formen so gerne und dabei so fälschlich als Muster primitiver Formen auf den ersten Seiten unserer einschlägigen Bücher paradieren, erweisen sich immer mehr als sekundär modifizierte, oft in ihrer Organisation kompliziertest angepaßte Formen."

Diese Anschauung sei auch heute zum Ausdruck gebracht. Nehmen wir den überaus häufig realisierten Fall an, daß der Chromatophorenapparat samt den charakteristischen Farbstoffen verloren gehe, der charakteristische Reservestoff der Flagellatenreihe verschwinde und dafür „Öle und Fette" gebildet werden, daß auch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

das Stigma, wenn überhaupt je vorhanden, nicht mehr da ist, der Zellbau als solcher keine Anhaltspunkte gibt, der Organismus also völlig heterotroph geworden, saprophytisch und auch zugleich animalisch lebt, dann wird eben eine Protomastigine entstanden sein, wenn sie nur an einer Stelle organische Körperchen aufnimmt oder völlig saprophytisch lebt, — oder eine Pantostomatine, wenn die Aufnahme fester Körperchen an allen Stellen stattfinden könne. So hielt ich die farblose *Tussetia* für eine Protomastigine spez. Amphimonade, bis ich schließlich aus der Art der geschlechtlichen Vermehrung sah, daß es eine Volvocale, eine Polytomee ist, trotzdem sie weder Stigma, noch Stärke, sondern nur Öl hatte.

Ich halte die Protomastiginae und Pantostomatinae für abgeleitete, nach ganz sekundären Merkmalen zusammengesetzte Reihen apochromatich und apoplastid gewordener Flagellaten, die auf die verschiedensten Reihen gefärbter Flagellaten zurückgehen können und daher ganz künstliche, heterogene, polyphyletische Reihen darstellen. Da bei allen Flagellatenreihen die Tendenz besteht, sowohl apochromatisch und animalisch lebende Seitenreihen zu bilden, die apochromatisch und animalisch lebenden Formen der gefärbten Flagellatenreihen immer abgeleitet sind, so müssen wir in den Protomastiginen wie den Pantostomatinen eben die Formen erblicken, die sich aus den verschiedensten gefärbten Flagellatenreihen heraus nach diesen Seitenrichtungen hin soweit entwickelt haben, daß ihre nähere genetische Zugehörigkeit zu diesen gefärbten Reihen nicht mehr oder nur noch schwer erkennbar ist.

Die hier geäußerte Anschauung wird aber dann einen großen Grad von Wahrscheinlichkeit haben, wenn wir unter den Protomastiginae und Pantostomatinae einzelne Gattungen nachweisen können, die noch so deutliche Beziehungen zu gefärbten Flagellatenreihen haben, daß sie besser mit diesen vereinigt werden. Das ist nun tatsächlich mehrfach der Fall. Für *Oxyrrhis* wies SENN nach, daß sie eine Dinoflagellate ist; für die eine Zeit lang als Protomastigine gehende *Cyathomonas* zeigten ich und ULEHLA, daß hier eine Cryptomonade vorliegt, wie sie bereits BÜTSCHLI einmal zu den Cryptomonaden gestellt hatte. Für die Protomastiginen *Oikomonas* und *Monas* wies SCHERFFEL (für einige Arten) den Chrysomonadencharakter nach, sie haben Kieselcysten und Leukosin. Die Protomastiginen *Anthophysa*, *Cephalothamnion*, *Dendromonas*, *Stilobryon* sind ebenfalls, wie ich später zeigen werde, Chrysomonaden. *Furcilla* und einige andere Formen der protomastiginen Familie der Amphimonadaceae sind Volvocales. Die Protomastigine

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Phyllomitus gehört zu den Cryptomonadaceae. Eine *Pteridomonas*-art (Pantostomatinae) die ich studierte, gehört zu den Chrysomonaden, vielleicht sind auch die anderen Pteridomonaden nach ihren Cysten hierhergehörig. Ebenso war eine andre Pantostomatine: *Actinomonas* zu den Chrysomonaden zu rechnen. Kurz, wir sehen alle möglichen gefärbten Reihen in die beiden farblosen Reihen der Pantostomatinae und Protomastiginae hineinspielen.

Nun sind allerdings erst relativ wenige Gattungen dieser beiden farblosen Reihen völlig studiert; ich bin überzeugt, daß sich die Zahl jener Protomastiginen und Pantostomatinen, die sich als apoplastide Nebenformen gefärbter Flagellatenreihen ausweisen, noch bedeutend erhöhen wird. Andererseits glaube ich auch, daß für eine ganze Anzahl eine solche Verwandschaft nicht mehr erkennbar werden wird. Aber dann wäre es verfehlt, in ihnen primitive, ursprüngliche Glieder der Flagellaten zu sehen; nach allem, was wir wissen von der Entstehung farbloser und gefärbter Flagellaten, werden wir wohl besser tun, diese Gattungen als soweit durch ihre Lebensweise, Parasitismus oder Saprophytismus verändert anzusehen, daß auch die letzten systematisch faßbaren Charaktere verschwunden sind. Das gilt wohl ganz besonders von den Pantostomatinen mit ihrer weitgehenden Einstellung an die animalische Ernährung.

Ich glaube, wir haben hier ähnliche Verhältnisse wie zwischen Pilzen und Algen. Für einige apochromatische niedere Zellpflanzen können wir direkte Brücken zu den Algen schlagen, für die meisten aber lassen sich nur gleichsinnige Analogieschlüsse machen. Stellen wir aber die Pilze hinter den Algen ein, so müssen wir nach allem, was wir von der Entstehung farbloser Flagellaten aus gefärbten wissen, ähnliches ebenfalls bei den Flagellaten tun. Umsomehr als wir ja schon bei den gefärbten Flagellatenreihen die farblos gewordenen Gattungen und Arten nicht an den Beginn der Reihen, sondern an ihr Ende stellen um ihren abgeleiteten Charakter zu betonen.

Ich bin gegen eine Auflassung der Pantostomatinae und Protomastiginae: die Zusammenfassung zu diesen beiden Reihen wird auch, nachdem alle an gefärbte Reihen anschließbaren Gattungen herausgehoben sind, für die Gruppierung der dann verbleibenden anschlußlosen Reihen einen eminent praktischen Wert haben. Nur darf nicht vergessen werden, daß diese beiden Reihen und die Distomatinen mit aller Wahrscheinlichkeit abgeleitete, nur durch ihre Farblosigkeit sowie Anschlußlosigkeit an die gefärbten Reihen charakterisierte Gruppen sind, die daher völlig künstlich zusammen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gefaßt sind und uns weder die primitiven Flagellaten, aus denen die anderen hervorgegangen sein sollen, vergegenwärtigen, noch aber sonst eine andere Bedeutung als den rein praktischen Wert einer anschaulichen aber künstlichen Zusammenfassung sehr heteromorpher Typen nach ganz sekundären Momenten haben.

Die Folge der Flagellatenreihen ist aber dann, wenn ich meine Arbeit: „Über Flagellaten und Algen“ (diese Berichte XXXII (1914), S. 137) der folgenden Gliederung zugrunde lege, diese:

gefärbte Flagellatenreihen, in einzelnen Gliedern farblos, saprophytisch, parasitisch und animalisch geworden.	Chrysomonadinae (Silicoflagellatae) (Coccolithophoridae) Heterochloridales	Phaeomonadinae (nom. nov.)
	—	
	Desmomonadinae Cryptomonadinae Dinoflagellatae (Cystoflagellatae)	Pyrrhomonadinae (nom. nov.)
	—	
	Eugleninae	
	—	
	Chloromonadinae	
	—	
	Volvocales (Phytomonad.)	
	—	
	derzeit wenig bekannte, gefärbte Flagellaten, die noch völlig isoliert stehen.	

---

farblose, saprophytisch, parasitisch und animalisch gewordene Flagellaten, ohne sicher erkennbaren Anschluß an gefärbte Formen.	Protomastiginae[1] Distomatinae Pantostomatinae

Es kann hier die Frage aufgeworfen werden, ob es ratsam ist, die Flagellaten für sich allein zu behandeln wie es von Seiten der meisten Zoologen, leider auch von vielen Botanikern geschieht.

1) Hier sind auch die Binucleatae zu erwähnen, die einen sehr einheitlichen Eindruck machen, ohne daß die Frage nach der Natürlichkeit dieser Gruppe noch völlig geklärt erscheint.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es haben sich ja, wie ich 1914 (Über Flagellaten und Algen) in diesen Berichten zeigte, fast alle gefärbten Flagellaten zu entsprechenden Algenreihen entwickelt. Und die daraus sich ergebenden phylogenetischen Einheiten habe ich kurz in der damaligen Arbeit betrachtet. Aber einer solchen Auffassung und Behandlung der Flagellaten setzt eine viel bessere Kenntnis der gefärbten Flagellaten voraus, als sie bis heute bei den Botanikern üblich ist. Für die aber, die die Flagellaten gerne isoliert betrachten, ist diese vorstehende Übersicht gedacht. Die ersten vier, untereinander sehr nahe verwandten Reihen der Chrysomonadinen, Silicoflagellaten, Coccolithophoriden und Heterochloridalen sind hier als Phaeomonadinen zusammengefaßt, sie entsprechen der Flagellatenstufe der Algenreihe der Chrysophyta (die Chrysomonadinen der Flagellatenstufe der Crysophyceen, die Heterochloridales der Flagellatenstufe der Heterokontae). Die verwandten Reihen der Desmomonaden, Cryptomonaden und Dinoflagellaten sind als Pyrrhomonaden zusammengefaßt. Sie entsprechen der Flagellatenstufe jenes braunen Algenstammes, den ich als Pyrrhophyta bezeichnete (die Desmomonaden der Flagellatenstufe der Desmokontae, die Cryptomonaden der Flagellatenstufe der Cryptophyceen, die Dinoflagellaten der Flagellatenstufe der Dinophyceen.) Die Eugleninae und Chloromonadinae sind über die allerersten Stufen der Entwicklung zu „Algen“ nicht hinausgekommen. Die Volvocales sind auch den Botanikern als Flagellatenstufe der Chlorophyceen geläufig.

Zürich, Mitte Juli 1916.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Pascher Adolf

Artikel/Article: Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihen. 440-447